

2 Die Nutzung der Energie des Sonnenlichtes durch die Photosynthese ist die Grundlage für das Leben auf der Erde

Pflanzen und Cyanobakterien fangen das Licht der Sonne ein und nutzen dessen Energie, um aus anorganischen Ausgangssubstanzen wie CO_2 , Nitrat und Sulfat ihre Zellsubstanz durch Photosynthese selbst herzustellen: Sie sind **photoautotroph**. Bei der Photosynthese wird durch die Energie der Photonen Wasser in Sauerstoff und Wasserstoff, der in Form von NADPH gebunden wird, gespalten. Dieser als **Lichtreaktion** bezeichnete Prozess findet in den so genannten photosynthetischen Reaktionszentren statt, die in einer Membran eingebettet sind; er beinhaltet einen Transport von Elektronen, der mit der Synthese von ATP gekoppelt ist. Das auf diese Weise durch die Lichtreaktion bereitgestellte NADPH und ATP wird in einer so genannten **Dunkelreaktion** verbraucht, um zum Beispiel aus CO_2 Kohlenhydrate zu synthetisieren (Abb. 2.1). Durch die Photosynthese der Pflanzen und Cyanobakterien wurde die gesamte Biomasse auf der Erde, einschließlich der Lager fossiler Brennstoffe, aber auch der Sauerstoff in der Atmosphäre gebildet. Tiere sind dagegen auf die Zufuhr von Kohlenhydraten und anderen organischen Substanzen durch die Nahrung angewiesen. Sie sind also **heterotroph**.

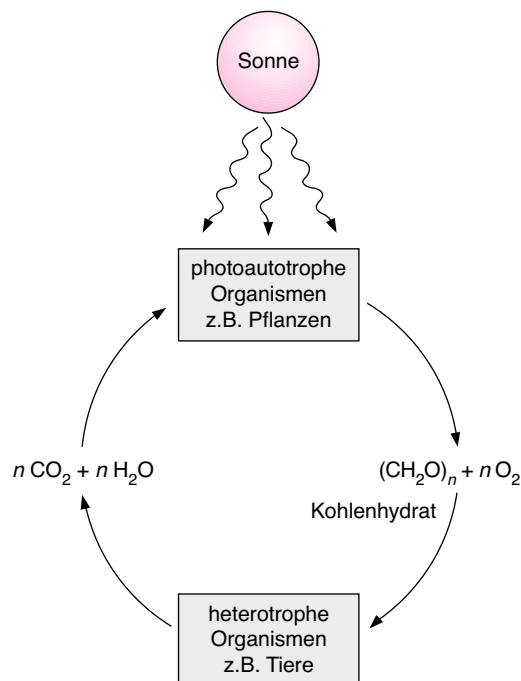


Abb. 2.1 Das Leben auf der Erde führt zu einem Kreislauf des CO_2 .

Sie gewinnen die für die Lebensprozesse erforderliche Energie durch die Oxidation der letztlich durch die Pflanzen gebildeten Biomasse; unter Verbrauch von Sauerstoff wird CO_2 zurückgebildet. Die von den Pflanzen eingefangene Sonnenenergie bildet so auch die Energiequelle für den Ablauf der Lebensprozesse der Tiere.

2.1 Wie hat es mit der Photosynthese angefangen?

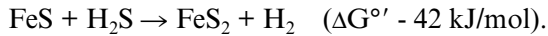
Aus Messungen der Verteilung von Radioisotopen wurde berechnet, dass die Erde vor 4,6 Milliarden Jahren entstanden ist. Die frühesten fossilen Funde bakterienähnlicher Strukturen wurden auf ein Alter von 3,5 Milliarden Jahren datiert. Als das Leben auf der Erde entstand, gab es keinen Sauerstoff in der Atmosphäre. Man schließt das unter anderem aus der Tatsache, dass in sehr frühen Sedimentgesteinen das Eisen als Fe^{2+} vorliegt. In Gegenwart von Luftsauerstoff wird das mineralische Eisen zu Fe^{3+} oxidiert. Nach heutigen Erkenntnissen enthielt die Erdatmosphäre damals vor allem Kohlendioxid, molekularen Wasserstoff, Methan, Ammoniak, Blausäure und Wasser.

Der russische Wissenschaftler Alexander Oparin stellte 1922 die viel beachtete Hypothese auf, dass in dieser so genannten Uratmosphäre durch die Einwirkung von Energie, zum Beispiel in Form von ultravioletter Strahlung (damals gab es noch keine schützende Ozonschicht), von elektrischen Entladungen (Blitzen) oder vulkanischer Hitze, sich die Bausteine für das entstehende Leben spontan bildeten und in den Urmeeren anhäuften. Die 1953 ausgeführten Experimente der amerikanischen Wissenschaftler Stanley Miller und Harold Urey haben diese Hypothese erhärtet. Die beiden Forscher simulierten die postulierte **präbiotische Synthese** organischer Substanzen, indem sie ein Gasmisch aus Komponenten der Uratmosphäre, also H_2O , CH_4 , NH_3 und H_2 etwa eine Woche bei 80°C elektrischen Blitzentladungen aussetzten. In dem Kondensat dieses Versuchsansatzes ließen sich tatsächlich Aminosäuren nachweisen, darunter Glycin und Alanin, und andere Carbonsäuren, wie Ameisensäure, Essigsäure, Milchsäure und Bernsteinsäure. Untersuchungen anderer Forschergruppen mit modifizierten Versuchsansätzen, unter anderem in Gegenwart von CO_2 , HCN und Formaldehyd, zeigten, dass bei Energieeinwirkung auf eine angenommene Uratmosphäre eine große Anzahl von Substanzen der belebten Materie, wie Zucker, Fettsäuren, Tetrapyrrole und die Nukleinbasen Adenin, Guanin, Cytosin und Uracil, spontan gebildet wurden.

Es gibt die Hypothese, dass vor der Entstehung des Lebens die durch abiotische Prozesse gebildeten organischen Substanzen sich in den Meeren, Seen und Tümpeln über sehr lange Zeiträume anhäuften. Es gab keinen Sauerstoff, durch den diese akkumulierten Substanzen oxidiert werden konnten, und auch keine Bakterien oder andere Organismen, die sie abgebaut hätten. Schon Oparin spekulierte, dass sich so eine **Ursuppe** bildete, welche die Bausteine für

die Entstehung des Lebens lieferte. Da Sauerstoff damals noch nicht vorhanden war, müssen die ersten Organismen **Anaerobier** gewesen sein.

Viele Forscher nehmen heute an, dass frühe Organismen einen anaeroben chemolithotrophen Stoffwechsel hatten, beispielsweise durch die Reaktion:



Es ist denkbar, dass schon zu einem frühen Zeitpunkt der Evolution die Katalyse dieser Reaktion mit der Bildung einer protonenmotorischen Kraft gekoppelt war (Abschn. 4.1), welche ihrerseits durch die Katalyse einer primitiven ATP-Synthase (Abschn. 4.3) die Energie für eine Synthese von ATP lieferte. Archaeobakterien, welche unter extremen Bedingungen, wie z.B. in der Umgebung heißer Quellen in der Tiefsee, zu leben vermögen und die als die nächsten noch lebenden Verwandten der frühesten Lebewesen auf der Erde angesehen werden, sind in der Lage die oben genannte Reaktion zur Bildung von ATP zu nutzen. Sicherlich war es ein Durchbruch für die Ausbreitung des Lebens auf der Erde, als es gelang, zur Bestreitung der Lebensprozesse die Energie der Sonnenstrahlung zu nutzen. Dies ist höchstwahrscheinlich schon in einem sehr frühen Stadium geschehen. Die heute verbreiteten **Purpurbakterien** und **Grünen Schwefelbakterien** können als Relikte aus der Frühzeit der Evolution der Photosynthese angesehen werden.

Vor der Behandlung der Photosynthese in Kapitel 3 wird in dem vorliegenden Kapitel zunächst besprochen, auf welche Weise das Licht von den Pflanzen eingefangen und die Energie dieses Lichtes in den Photosyntheseapparat geleitet wird.

2.2 Die Energie des Sonnenlichtes wird durch Farbstoffe eingefangen

Der Energiegehalt des Lichtes hängt von seiner Wellenlänge ab

Seit den bahnbrechenden Arbeiten der beiden Nobelpreisträger Max Planck und Albert Einstein, die in Berlin Anfang des 20. Jahrhunderts durchgeführt wurden, wissen wir, dass das Licht eine Doppelnatur hat. Man kann es sowohl als elektromagnetische Welle als auch als Strahl von Teilchen, die als **Lichtquanten** oder **Photonen** bezeichnet werden, auffassen.

Die Energie eines Photons ist seiner Frequenz ν proportional:

$$E = h \cdot \nu = h \cdot \frac{c}{\lambda} \quad (2.1)$$

h ist das Plancksche Wirkungsquantum ($6,6 \cdot 10^{-34} \text{ J s}$), eine fundamentale Naturkonstante der Quantenphysik, und c die Lichtgeschwindigkeit ($3 \cdot 10^8 \text{ m/s}$). λ bedeutet die Wellenlänge.

So wie man als chemisches Maß für die Anzahl von Molekülen die Einheit mol benutzt, kann man die Menge von Photonen in mol (Einstein) angeben, entsprechend $6 \cdot 10^{23}$ Teilchen (Avogadro-Zahl N_A). Dieses Maß braucht man für die folgende Beziehung zwischen der Photonenenergie und der freien Reaktionsenthalpie. Die Energie eines mol Photonen beträgt:

$$E = h \cdot \frac{c}{\lambda} \cdot N_A \quad (2.2)$$

Damit die Energie eines Photons im thermodynamischen Sinn nutzbringend verwendet werden kann, muss sie mindestens gleich der freien Enthalpie der photochemischen Reaktion sein, die sie auslöst. (In Wirklichkeit geht bei der Energieübertragung viel Energie verloren, wie wir in Abschnitt 3.5 sehen werden. Die Energie des Photons muss somit größer sein.) Wir können daher die freie Reaktionsenthalpie ΔG mit der Energie des absorbierten Lichts gleichsetzen:

$$\Delta G = E = h \cdot \frac{c}{\lambda} \cdot N_A \quad (2.3)$$

Setzt man die Zahlenwerte für die Konstanten h , c und N_A ein, erhält man:

$$\Delta G = 6,6 \cdot 10^{-34} \text{ J} \cdot \text{s} \cdot \frac{3 \cdot 10^8 \text{ m}}{\text{s}} \cdot \frac{1}{\lambda \text{ m}} \cdot \frac{6 \cdot 10^{23}}{\text{mol}} \quad (2.4)$$

$$\Delta G = \frac{119000}{\lambda \text{ nm}} \text{ [kJ/mol Photonen]} \text{ (siehe Tabelle 2.1)} \quad (2.5)$$

Für einen Vergleich photosynthetischer Reaktionen mit Redoxreaktionen, die wir in Kapitel 3 besprechen, ist es oft praktisch, statt der Energie das elektrische Potenzial (ΔE) der Strahlung anzugeben. Elektrisches Potenzial und Energie sind über die Faraday-Konstante ($F = \text{Ladungsmenge pro mol} = 96485 \text{ A} \cdot \text{s/mol}$) miteinander verknüpft.

$$\Delta E = - \frac{\Delta G}{F} \quad (2.6)$$

$$\Delta E = - \frac{N_A \cdot h \cdot c}{F \cdot \lambda \text{ nm}} = \frac{1231}{\lambda \text{ nm}} \text{ [Volt]} \quad (2.7)$$

Aus dem weiten Spektrum der elektromagnetischen Wellen (Abb. 2.2) nimmt das menschliche Auge nur den kleinen Bereich zwischen etwa 400 und 700 nm wahr. In diesem Bereich ist die Intensität der Sonnenstrahlung besonders hoch, und dies ist auch der Lichtbereich, der bei der pflanzlichen Photosynthese genutzt wird. Allerdings kann die bakterielle Photosynthese auch Licht im Infrarotbereich nutzen.

Nach Gleichung 2.3 ist die Energie des eingestrahlteten Lichtes umgekehrt proportional zur Wellenlänge. In Tabelle 2.1 sind die Lichtenergien pro mol Photonen für Licht verschiedener Farbe zusammengestellt. Demnach besitzt violettes Licht eine Energie von etwa 300 kJ/mol Photonen. Dunkelrotes Licht mit einer Wellenlänge von 700 nm – das ist das langwelligste Licht, welches von der pflanzlichen Photosynthese noch genutzt wird – hat mit

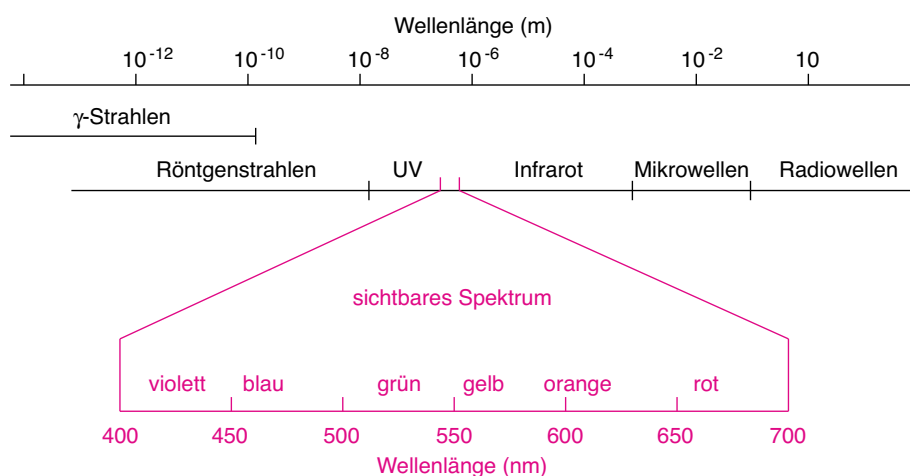


Abb. 2.2 Spektrum der elektromagnetischen Strahlung. Der Ausschnitt zeigt das sichtbare Spektrum.

Tabelle 2.1: Abhängigkeit des Energiegehaltes und der elektrochemischen Potenzialdifferenz von Photonen verschiedener Wellenlänge

Wellenlänge	Lichtfarbe	Energiegehalt [kJ/mol Photonen]	ΔE [eV]
700	rot	170	1,76
650	hellrot	183	1,90
600	gelb	199	2,06
500	blaugrün	238	2,47
440	blau	271	2,80
400	violett	298	3,09

170 kJ pro mol Photonen nur noch etwas mehr als den halben Energieinhalt des violetten Lichtes.

Chlorophyll ist der zentrale Photosynthesefarbstoff

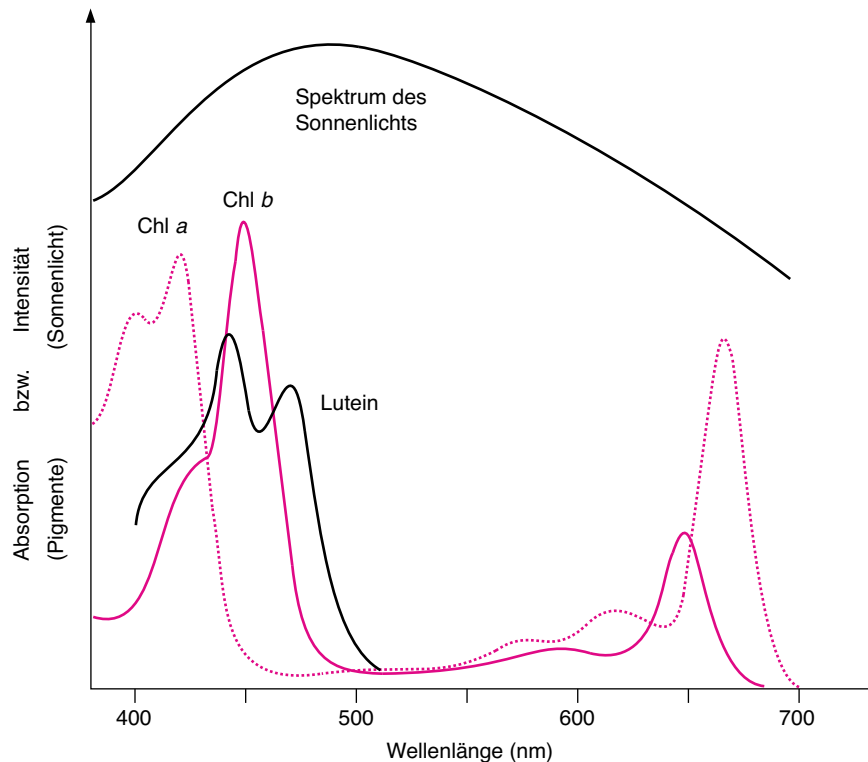
Bei der Photosynthese einer grünen Pflanze erfolgt die Absorption des Lichtes in erster Linie durch die Chlorophylle. Es handelt sich dabei um Farbstoffe (Pigmente), die Licht in einem Wellenlängenbereich unterhalb 480 nm und zwischen 550 und 700 nm absorbieren (Abb. 2.3). Wenn weißes Sonnenlicht auf eine Schicht von Chlorophyll einstrahlt, wird das grüne Licht des Wellenlängenbereiches von 480 bis 550 nm nicht absorbiert, sondern durchgelassen bzw. reflektiert. Daher haben diese Chlorophylle und die Blätter, in denen sie enthalten sind, eine grüne Farbe.

Die Strukturaufklärung des grünen Blattfarbstoffes **Chlorophyll** durch Richard Willstätter und seine Mitarbeiter, die zwischen 1905 und 1913 in Zürich und Berlin durchgeführt wurde, ist ein Meilenstein in der Geschichte

der Chemie. Das Aufsehen, das diese Entdeckung machte, war so groß, dass Richard Willstätter dafür bereits 1915 der Nobelpreis für Chemie verliehen wurde. Es gibt verschiedene Chlorophyllklassen. Abbildung 2.4 zeigt die Strukturformel von Chlorophyll-*a* und -*b*. Die Grundstruktur ist ein Ring aus vier Pyrrolen, ein **Tetrapyrrol**, das auch als **Porphyrin** bezeichnet wird. Im Zentrum des Ringes befindet sich als Zentralatom ein Mg^{2+} -Ion, das mit zwei N-Atomen kovalent verbunden ist, und mit den anderen beiden N-Atomen eine koordinative Bindung eingeht. Am Ring c schließt sich ein Cyclopentanon an. Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) und -*b* (Chl-*b*) unterscheiden sich lediglich darin, dass im Ring b Chl-*a* einen Methylrest und Chl-*b* einen Formylrest besitzt. Dieser geringe Unterschied hat jedoch einen großen Einfluss auf die Lichtabsorption. Abbildung 2.3 zeigt, dass sich die Absorptionsspektren von Chl-*a* und -*b* deutlich voneinander unterscheiden. Eine Propionylgruppe am Ring d ist mit dem Alkohol Phytol verestert. Phytol besteht aus einer langen verzweigten Kohlenwasserstoffkette mit einer Doppelbindung. Es leitet sich von einem Isoprenoid ab (diese Stoffklasse wird in Kapitel 17 näher besprochen), das aus vier Isopreneinheiten gebildet wurde. Dieser lange hydrophobe Kohlenwasserstoffschwanz verleiht dem Chlorophyll eine hohe Lipidlöslichkeit und begünstigt damit die Anwesenheit in der Membranphase. Chlorophylle kommen stets in Verbindung mit Proteinen vor.

In Pflanzen beträgt das Verhältnis Chl-*a* zu Chl-*b* etwa drei zu eins. Nur Chl-*a* ist Bestandteil der photosynthetischen Reaktionszentren (Kapitel 3) und kann als zentrales Photosynthesepigment angesehen werden. Chl-*a* absorbiert

Abb. 2.3 Absorptionsspektrum von in Aceton gelöstem Chl-*a* und Chl-*b* sowie dem Xanthophyll Lutein. Als Vergleich ist die Stärke der Sonnenstrahlung in Abhängigkeit von der Wellenlänge angegeben.



jedoch in einem weiten Bereich des sichtbaren Spektrums kein Licht. Man spricht von einer **Grünlücke**. Zumindest zu einem Teil wird diese Lücke durch die Absorption des Chl-*b* ausgefüllt. Wie in Abschnitt 2.4 gezeigt, kann die vom Chl-*b* absorbierte Lichtenergie wirksam auf Chl-*a* übertragen werden. So erhöht die Anwesenheit des Chlorophyll-*b* die Effizienz der Nutzung der Sonnenenergie für die Pflanze.

Die Chlorophylle haben sich während der Evolution erstaunlich wenig verändert. Die möglicherweise schon vor mehr als drei Milliarden Jahren entstandenen Purpurbakterien haben als Photosynthesepigment ein Bakteriochlorophyll-*a*, das sich von dem in Abbildung 2.4 gezeigten Chlorophyll-*a* nur durch die Änderung einer Seitengruppe und das Fehlen einer Doppelbindung unterscheidet. Dies hat allerdings einen großen Einfluss auf die Lichtabsorption: Die beiden Absorptionsmaxima sind nach beiden Seiten verschoben, und die Grünlücke ist dadurch verbreitert. Purpurbakterien können daher für die Photosynthese auch noch Licht im Infrarotbereich nutzen.

Der Tetrapyrrolring im Chlorophyll hat im Verlauf der Evolution aber auch noch ganz andere Funktionen erhalten. Mit Nickel als Zentralatom ist er an der Methanbildung durch Bakterien beteiligt, mit Kobalt (Co) bildet er **Cobalamin** (Vitamin B₁₂), das an Umlagerungsreaktionen beteiligt ist, bei denen Wasserstoff und organische Gruppen ihren Platz wechseln. Mit Fe²⁺ statt Mg²⁺ als Zentralatom bildet der Tetrapyrrolring die Grundstruktur des **Häms** (Abb. 3.24), das zum einen in Cytochromen als Redoxüberträger bei Elektronentransportprozessen dient (Abschn. 3.7 und 5.5) und zum anderen im Myoglobin oder Hämoglobin bei Aerobiern Sauerstoff speichert beziehungsweise transportiert. Der Tetrapyrrolring im Hämoglobin eines Tieres unterscheidet sich nur geringfügig von dem Tetrapyrrolring von Chlorophyll-*a*.

Es ist bemerkenswert, wie die Natur eine Substanz, die während der Evolution ursprünglich für eine bestimmte Rolle ausgewählt wurde, dann in

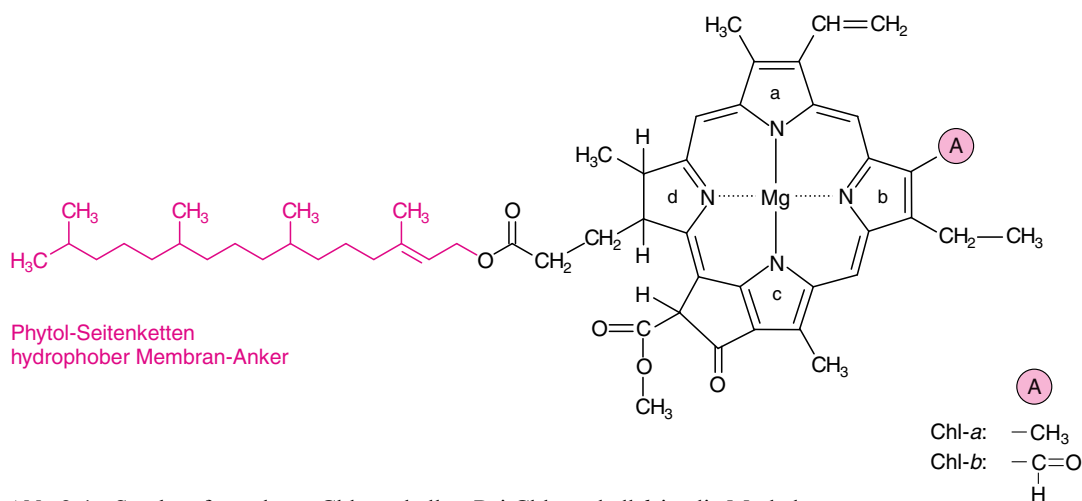


Abb. 2.4 Strukturformel von Chlorophyll-*a*. Bei Chlorophyll-*b* ist die Methylgruppe in Ring b durch eine Formylgruppe (rot) ersetzt. Aufgrund der Phytolseitenkette ist Chlorophyll lipophil.

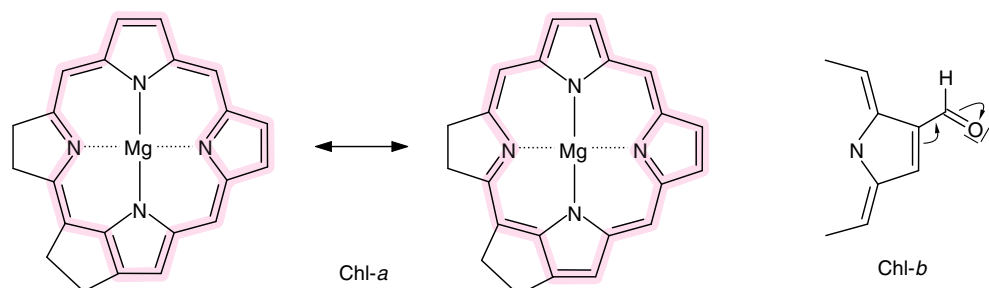
fast unveränderter Form auch für gänzlich andere Funktionen einsetzt. Ein Grund für die Variabilität der Funktion einer Substanz wie Chlorophyll oder Häm liegt darin, dass deren Reaktivität von den umgebenden Proteinen wesentlich mitbestimmt wird.

Die Chlorophyllmoleküle befinden sich in Komplexen mit chlorophyllbindenden Proteinen. Im Proteinkomplex kann sich ihr Absorptionsspektrum, verglichen mit dem freier Chlorophylle, verschieben. Das gleiche gilt auch für die in den nächsten Abschnitten behandelten anderen lichtabsorbierenden Substanzen, wie Carotinoide, Xanthophylle und Phycobiline, die ebenfalls gebunden an Proteinen vorkommen. Zur besseren Unterscheidung wird im Folgenden für die freien Substanzen die Bezeichnung **Chromophor** (griech. „Farbträger“) und für die Chromophor-Protein-Komplexe der Begriff **Pigment** benutzt. Die Bezeichnung des Pigmentes richtet sich oft nach der Wellenlänge des Absorptionsmaximums. Chl- a_{700} bedeutet ein Pigment des Chl- a mit dem Absorptionsmaximum 700 nm. Eine andere ebenfalls gebräuchliche Bezeichnung wäre P_{700} , diese lässt die Natur des Chromophors offen.

2.3 Die Absorption von Licht führt zur Anregung eines Chlorophyllmoleküls

Was geschieht, wenn ein Chromophor ein Photon absorbiert? Treffen Photonen auf ein Chromophormolekül, das Licht der entsprechenden Wellenlänge absorbieren kann, so wird die Photonenenergie von anregbaren Elektronen des Moleküls aufgenommen. Dies geschieht nach dem Alles-oder-Nichts-Prinzip. Wegen des Erhaltungssatzes der Energie wird dabei die Energie des Chromophormoleküls genau um die Energie des Photons erhöht, das Molekül geht in einen **angeregten Zustand** über. Die Energie wird nur in diskreten Quanten absorbiert. Daraus resultieren diskrete Anregungszustände. Die Energie, die erforderlich ist, um ein Molekül anzuregen, ist von dessen Struktur abhängig. Es ist ein Charakteristikum von Chromophoren, dass sie viele **konjugierte Doppelbindungen** enthalten. Im Tetrapyrrolring von Chlorophyll- a befinden sich zehn Doppelbindungen. Wie in Abbildung 2.5 gezeigt, sind zwei Resonanzformen möglich. Die zehn Doppelbindungen sind delokalisiert.

Abb. 2.5 Resonanzstrukturen von Chlorophyll- a . Tatsächlich sind in dem rot markierten Bereich die Doppelbindungen nicht zu lokalisieren. Die π -Elektronen sind als gemeinsame Elektronenwolke über alle Doppelbindungen verteilt. Der Formylrest von Chlorophyll- b wirkt elektronenziehend und beeinflusst so die π -Elektronenwolke.



Nach Energieaufnahme kann ein Elektron des konjugierten Systems in ein höheres Orbital angehoben werden. Man bezeichnet diesen Anregungszustand auch als **Singulett**. Abbildung 2.6 zeigt diesen Vorgang in einer schematischen Darstellung. Die Energie, die erforderlich ist, um das erste Singulett zu erreichen, ist in der Regel um so geringer, je größer die Anzahl der Doppelbindungen des konjugierten Systems ist. Während zum Beispiel Butadien mit nur zwei konjugierten Doppelbindungen energiereiches ultraviolettes Licht zur Anregung benötigt, reicht für die Anregung des Chlorophylls bereits das sehr viel energieärmere, dunkelrote Licht aus. Die Eigenschaften des konjugierten Systems des Tetrapyrrolringes werden durch Seitengruppen beein-

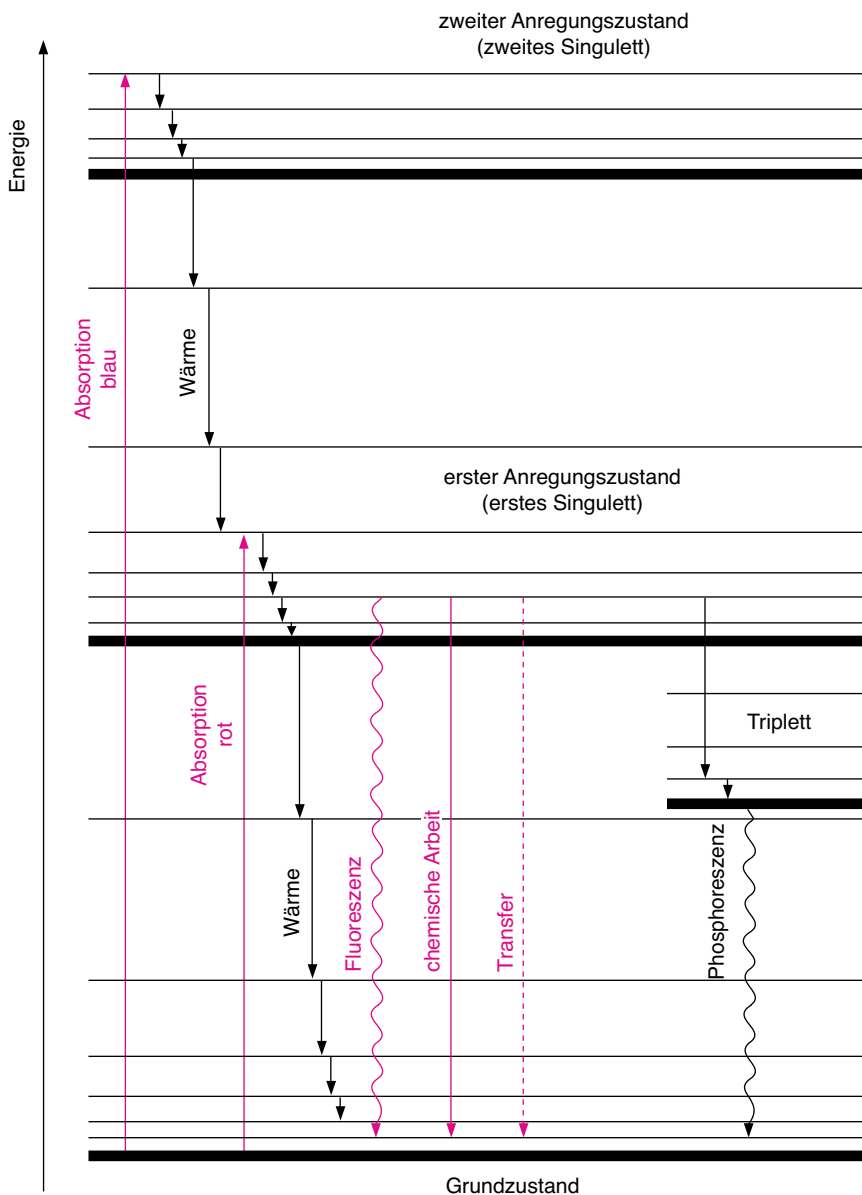


Abb. 2.6 Schematische Darstellung der Anregungszustände von Chlorophyll-*a* und der möglichen Übergänge durch Lichtabsorption, photochemische Arbeit, Energietransfer, Dissipation durch Wärmeabgabe und Phosphoreszenz. Bei dieser vereinfachten Darstellung sind nur die Anregungszustände der beiden Hauptabsorptionsbanden berücksichtigt. Der gezeigte zweite Anregungszustand ist streng genommen das dritte Singulett.

flusst. So lassen sich die im vorigen Abschnitt besprochenen Unterschiede in der Lage der Absorptionsmaxima von Chl-*a* und Chl-*b* durch die elektronenziehende Wirkung der Carbonylseitenkette am Ring b von Chl-*b* erklären (Abb. 2.5).

Die Absorptionsspektren von Chl-*a* und Chl-*b* in Abbildung 2.3 enthalten jeweils zwei Absorptionsmaxima, die weit voneinander entfernt sind. Dies zeigt, dass es für jedes Chlorophyll zwei hauptsächliche Anregungszustände gibt. Kleinere Absorptionsmaxima zeigen, dass es noch weitere Anregungszustände gibt, auf die hier der Einfachheit halber aber nicht eingegangen werden soll. Im Folgenden werden die beiden Hauptanregungszustände als erstes und zweites Singulett bezeichnet (Abb. 2.6). Beim Betrachten der Absorptionsspektren fällt zudem auf, dass die Absorptionsmaxima sehr breit sind. Bei einer hohen Auflösung der Messung würde man sehen, dass sie eine Feinstruktur aufweisen. Sie bestehen aus sehr vielen, dicht nebeneinander liegenden Absorptionslinien. Diese Feinstruktur ist dadurch bedingt, dass die Chlorophyllmoleküle sowohl im Grundzustand als auch in den angeregten Zuständen sich in verschiedenen **Rotations-** und **Schwingungszuständen** befinden können. Im Energie-Diagrammschema von Abbildung 2.6 sind diese verschiedenen Niveaus der Rotations- und Schwingungsenergien als feine Linien eingezeichnet und die jeweiligen Grundzustände als dicke Linien.

Wie in dem Schema in Abbildung 2.6 dargestellt, überlappen die Energieniveaus der verschiedenen Rotations- und Schwingungszustände des Grundzustandes mit dem niedrigsten Energieniveau des ersten Singulett. Analog gibt es auch eine Überlappung des ersten Singulett mit dem zweiten Singulett. Absorbiert ein Chlorophyllmolekül Licht im Bereich seines Absorptionsmaximums im blauen Licht, wird eines seiner Elektronen in den **zweiten Singulettzustand** angehoben. Dieser zweite Singulettzustand ist mit einer Halbwertszeit von 10^{-12} s zu instabil, als dass seine Energie für chemische Arbeit abgeschöpft werden könnte. Das angeregte Molekül verliert über Rotationen und Schwingungen Energie in Form von Wärme, bis der **erste Singulettzustand** erreicht ist. Dieser erste Singulettzustand kann alternativ auch durch die Absorption eines energieärmeren Photons (Licht aus dem roten Bereich des Spektrums) erreicht werden. Der erste Singulettzustand ist wesentlich beständiger als der zweite, seine Halbwertszeit beträgt circa $4 \cdot 10^{-9}$ s.

Die Rückkehr des Chlorophyllmoleküls vom ersten Singulettzustand in den Grundzustand kann auf verschiedenen Wegen erfolgen

1. Der wichtigste Weg für die Umsetzung der bei der Rückkehr in den Grundzustand abgegebenen Energiedifferenz ist die Nutzung für **chemische Arbeit**. Das Chlorophyll überträgt das angeregte Elektron aus dem ersten Singulettzustand auf einen Elektronenakzeptor. Es bleibt ein positiv geladenes Chlorophyllradikal Chl^+ zurück. Dies ist möglich, da angeregte Elektronen weniger stark gebunden sind als im Grundzustand. Wie in Abschnitt 3.5 ausführlich besprochen wird, kann das auf den Akzeptor übertragene Elek-

tron über eine Elektronentransportkette auf das $\text{Chl}^{\dot{+}}$ -Radikal unter Abschöpfung seiner Energie für chemische Arbeit zurückübertragen werden. Damit kehrt das Chlorophyllmolekül in den Grundzustand zurück. Es ist aber auch möglich, dass die Elektronenlücke des $\text{Chl}^{\dot{+}}$ -Radikals durch einen anderen Elektronendonator, zum Beispiel Wasser, aufgefüllt wird (Abschn. 3.6).

2. Das angeregte Chlorophyll kann in den Grundzustand zurückkehren, indem es die Anregungsenergie in Form von Licht abgibt. Man nennt diese Lichtstrahlung **Fluoreszenz**. Ein Teil der Anregungsenergie geht gewöhnlich vorher über Schwingungen und Rotationen als Wärme verloren, weshalb das Fluoreszenzlicht energieärmer (langwelliger) ist als die Energie des Anregungslichtes, die zur Erreichung des ersten Singulett erforderlich war (Abb. 2.7).

3. Es ist grundsätzlich auch möglich, dass die Rückkehr aus dem ersten Singulett in den Grundzustand durch einen Abstieg über die mit dem Grundzustand überlappenden Niveaus der Rotations- und Schwingungsenergien erfolgt, wobei die Energiedifferenz vollständig als Wärme abgegeben wird.

4. Durch Abgabe eines Teils der Anregungsenergie als Wärme kann das Chlorophyllmolekül in einen anderen Anregungszustand niedrigeren Energiegehaltes übergehen, den so genannten ersten **Tripletzustand**. Dieser Zustand kann nur vom Singulett aus erreicht werden, nicht durch Anregung vom Grundzustand her. Dabei wird der Spin (der Eigendrehimpuls) des angeregten Elektrons umgekehrt. (Das Wort **Triplet** rührt daher, dass der ungepaarte **Elektronenspin** drei Richtungen haben kann.) Wegen der geringen Wahrscheinlichkeit einer Spinumkehr wird der Tripletzustand zwar seltener erreicht, aber insbesondere bei starker Anregung kann ein Teil des Chlorophylls diesen Zustand annehmen. Aus dem Tripletzustand kann das Chlorophyllmolekül unter Aussendung des so genannten **Phosphoreszenzlichtes** wieder in den Grundzustand zurückkehren. Dabei ist auch das Phosphoreszenzlicht energieärmer (langwelliger) als das Anregungslicht für den ersten Singulettzustand. Die Rückkehr aus dem Tripletzustand in den Grundzustand erfordert eine Spinumkehr des Elektrons. Da diese wiederum sehr unwahrscheinlich ist, hat der Tripletzustand im Vergleich zum ersten Singulettzustand eine relativ große Lebensdauer (Halbwertszeit 10^{-4} bis 10^{-2} s.). Der Tripletzustand von Chlorophyll hat keine Bedeutung für die Photosynthese *per se*. Jedoch kann Chlorophyll im Tripletzustand Sauerstoff zu einem Singulettzustand anregen, wodurch der Sauerstoff sehr reaktiv (**ROS, reac-**

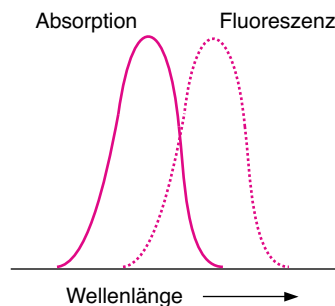


Abb. 2.7 Das Fluoreszenzlicht hat meist eine längere Wellenlänge als das Anregungslicht.

five oxygen species) wird und dadurch Zellbestandteile schädigt. Wie sich die Pflanze davor schützt, wird in Abschnitt 3.10 besprochen.

5. Die Rückkehr in den Grundzustand kann mit der Anregung eines benachbarten Chromophormoleküls gekoppelt sein. Dieser Transfer wird für die Antennenfunktion benötigt und im Folgenden näher besprochen.

2.4 Für das Einfangen von Licht ist eine Antenne erforderlich

Für die Anregung des photosynthetischen Reaktionszentrums muss ein Photon mit bestimmtem Energieinhalt mit dem Chlorophyllmolekül im Reaktionszentrum reagieren. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Photon genau an dem Ort des Chlorophylls im Reaktionszentrum – und dann noch mit der richtigen Energie – auftrifft, ist äußerst gering. Eine effiziente Photosynthese ist daher nur möglich, wenn die Energie von Photonen verschiedener Wellenlänge über eine gewisse Fläche durch eine so genannte **Antenne** (Abb. 2.8) eingefangen wird. Auch Radio- oder Fernsehapparate können ja ohne eine vergleichbare Antenne nicht funktionieren.

Die Antenne der Pflanzen besteht aus einer großen Anzahl von an Protein gebundenen Chlorophyllmolekülen, die Photonen absorbieren und deren Energie in die Reaktionszentren weiterleiten. Von den im Blatt vorkommenden Chlorophyllmolekülen sind nur wenige Tausendstel Bestandteil der eigentlichen Reaktionszentren, der Rest ist in den Antennen angeordnet. Dass die meisten Chlorophyllmoleküle sich nicht in den Reaktionszentren befinden, geht bereits aus 1932 von Robert Emerson und William Arnold in den USA gemachten Beobachtungen hervor. Die beiden Forscher belichteten eine Suspension der Grünalge *Chlorella* mit Lichtblitzen von 10 μ s Dauer, unter-

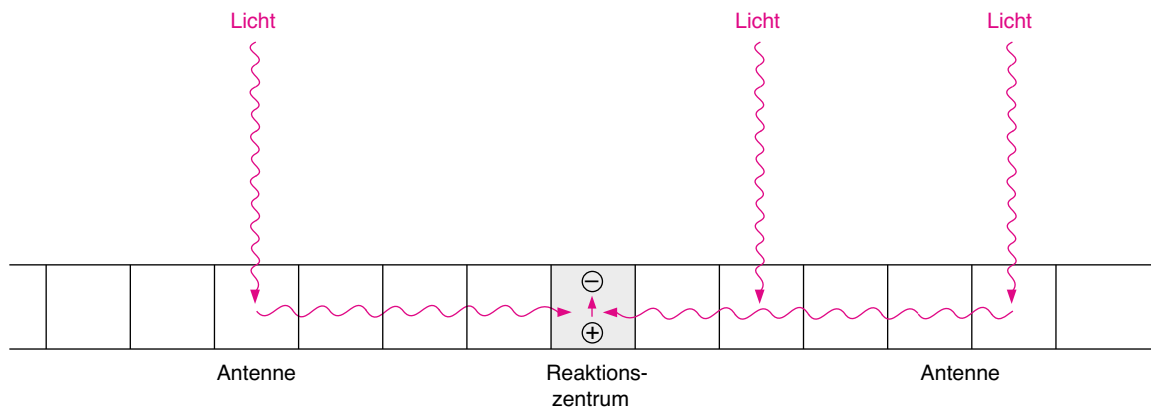


Abb. 2.8 Durch eine Antenne werden Photonen gesammelt und deren Energie in das Reaktionszentrum geleitet. In der schematischen Darstellung symbolisieren die Kästen Chlorophyllmoleküle. Die in das Reaktionszentrum geleiteten Excitonen bewirken dort eine Ladungstrennung (siehe Abschn. 3.4).

brochen von Dunkelintervallen von 20 ms. Als Maß für die Photosynthese wurde die Sauerstoffentwicklung untersucht. Die Blitzdauer war so kurz bemessen, dass das Chlorophyll nur einmal einen photosynthetischen Anregungszyklus durchlaufen konnte, und die Lichtintensität wurde so hoch gewählt, dass die Sauerstoffbildung ein Maximum erreichte. Offenbar war der Photosyntheseapparat jetzt mit Photonen gesättigt. Die Analyse des Chlorophyllgehalts der Algensuspension ergab jedoch, dass bei der Sauerstoffentwicklung unter Sättigungsbedingungen nur ein Molekül O_2 pro 2400 Chlorophyllmoleküle gebildet wurde.

Die weitere Verfeinerung dieser Experimente durch Emerson in den folgenden Jahren zeigte aber noch ein Weiteres: Bei Blitzen mit sehr niedriger Lichtintensität stieg die Menge an gebildetem Sauerstoff proportional mit der Lichtintensität an. Daraus wurde ein minimaler Quantenbedarf von etwa acht Photonen für die Freisetzung von einem Molekül Sauerstoff ermittelt. Damit war ein langer wissenschaftlicher Streit mit Otto Warburg entschieden, der aus seinen Experimenten einen Quantenbedarf von nur vier Photonen pro entwickeltem Molekül O_2 gefordert hatte. Bei dem ermittelten Quantenbedarf von acht Photonen pro gebildetem O_2 und der erst später bekannten Tatsache, dass bei der O_2 -Bildung zwei Reaktionszentren jeweils vier Photonen benötigen, lässt sich aus diesen Ergebnissen von Emerson und Arnold schließen, dass zu einem Reaktionszentrum insgesamt etwa 300 weitere Chlorophyllmoleküle gehören. Diese sind Bestandteil der Antennen.

Zur besseren spektralen Ausnutzung der Photonenenergie in der Grünlücke (Abb. 2.3) enthalten die Antennen noch weitere, so genannte akzessorische Pigmente. Bei höheren Pflanzen sind dies die Carotinoide, vor allem die **Xanthophylle**. Dazu gehören Lutein, das verwandte Violaxanthin, Neoxanthin sowie **Carotin** mit β -Carotin als Hauptvertreter (Abb. 2.9). Eine sehr wichtige Funktion dieser Carotinoide in der Antenne besteht zudem in dem Schutz gegen die Ausbildung des schädlichen Triplettanregungszustandes des Chlorophylls (siehe Abschn. 3.10). Wie am Ende dieses Abschnitts besprochen wird, sind in Cyanobakterien **Phycobiline** wichtige Bestandteile der Antennen.

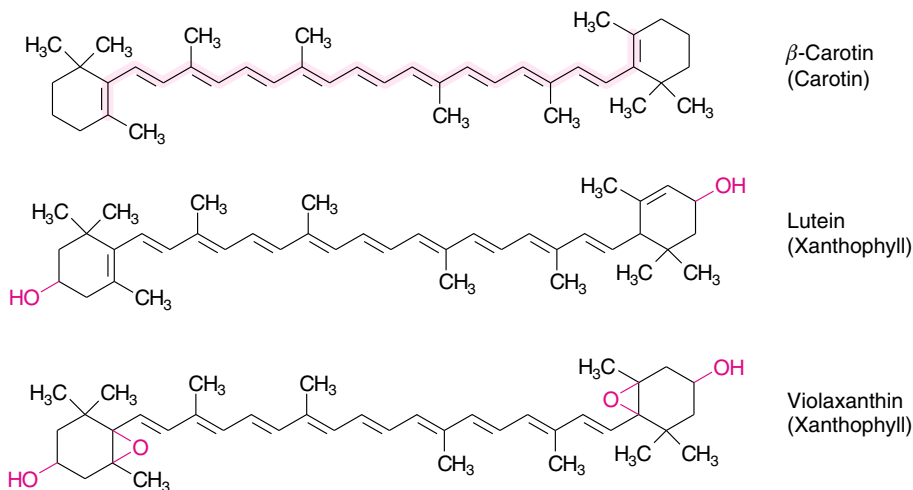


Abb. 2.9 Strukturformel eines Carotins (β -Carotin) und von zwei Xanthophyllen (Lutein und Violaxanthin). Durch die konjugierte Isoprenoidkette sind diese Moleküle Farbstoffe und haben zugleich Eigenschaften eines Lipids.

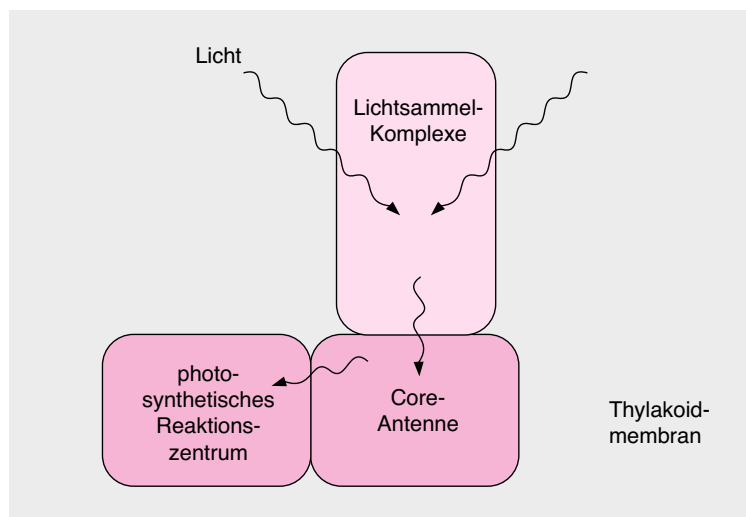
Wie wird die Anregungsenergie der in der Antenne eingefangenen Photonen in die Reaktionszentren geleitet?

Für die Energieleitung in den Antennen lässt sich die Möglichkeit eines Transports von Elektronen von Chromophor zu Chromophor im Sinne von Redoxprozessen, wie er im Prinzip in den Elektronentransportketten der Photosynthese und der mitochondrialen Atmung realisiert ist, ausschließen. Ein derartiger Transport wäre mit einer erheblichen Aktivierungsenergie verbunden. Tatsächlich lässt sich eine Weiterleitung der Anregungsenergie in der Antenne auch noch bei der Temperatur von 1 K messen. Lichtabsorption und Fluoreszenz finden bei einer derartig tiefen Temperatur noch statt, während enzymatisch katalysierte chemische Prozesse völlig eingefroren sind. Es ist daher naheliegend, dass der Energietransfer in der Antenne nach einem Mechanismus abläuft, der der Lichtabsorption und Fluoreszenz verwandt ist.

Wenn Chromophore, die durch Strahlungsabsorption in angeregte Zustände überführt werden können, räumlich dicht beieinander liegen, besteht die Möglichkeit, dass das Energiepaket des eingestrahnten Photons von einem Chromophor zu einem nächsten Chromophor weiter gereicht wird. So wie ein Quant Strahlungsenergie Photon heißt, bezeichnet man ein Quant Anregungsenergie, das von Molekül zu Molekül weiter gegeben wird, als **Exciton**. Eine Übertragung von Excitonen setzt voraus, dass die daran beteiligten Chromophoren in spezifischer Weise zueinander ausgerichtet sind. Diese Ausrichtung wird durch Proteine bewirkt. Daher kommen die Chromophore der Antennen auch stets als Proteinkomplexe vor.

Die Antenne bei Pflanzen besteht aus einem äußeren und aus einem inneren Teil (Abb. 2.10). Der äußere Antennenteil, der durch so genannte **Lichtsammelkomplexe** (engl. *light harvesting complexes*, **LHC**) gebildet wird, sammelt das Licht ein. Der innere Teil der Antenne, der aus so genannten **Core-Komplexen** besteht, ist integraler Bestandteil der Reaktionszentren, er

Abb. 2.10 Schematische Darstellung des Funktionsprinzips einer Antenne. Aufsicht auf die Thylakoidmembran.



sammelt ebenfalls Licht und leitet die durch den äußeren Antennenteil gesammelten Excitonen in die Photosynthesereaktion.

Die Lichtsammelkomplexe werden durch Polypeptide gebildet, die Chl-*a*, Chl-*b* und Xanthophylle beziehungsweise Carotin binden. Diese Proteine – als **LHC-Polypeptide** – werden im Kern codiert. In einer Pflanze gibt es eine große Vielfalt an LHC-Polypeptiden. Man hat z. B. in der Tomate mindestens 19 verschiedene Gene für LHC-Polypeptide gefunden, die sich untereinander sehr ähnlich sind. Sie sind homolog, das heißt, sie stammen alle von einer gemeinsamen Urform ab. Man spricht von einer Multigenfamilie.

Wie im nächsten Kapitel besprochen wird, enthalten Pflanzen zwei hintereinander geschaltete Reaktionszentren, das Reaktionszentrum von Photosystem II (PSII), welches ein Absorptionsmaximum bei 680 nm hat, und das von Photosystem I (PSI) mit einem Absorptionsmaximum bei 700 nm. Die Funktion dieser Reaktionszentren wird in den Abschnitten 3.6 und 3.8 beschrieben. Beide Photosysteme haben unterschiedliche Lichtsammelkomplexe.

Die Funktion einer Antenne lässt sich besonders gut am Beispiel der Antenne des Photosystems II zeigen

Die Antenne des PSII-Reaktionszentrums enthält hauptsächlich vier Lichtsammelkomplexe: LHC-II*a* bis LHC-II*d*. Hauptkomponente ist LHC-II*b*. Es enthält 67 % des gesamten Chlorophylls der PSII-Antenne und ist das am häufigsten vorkommende Protein der Thylakoidmembran überhaupt. Es wurde daher besonders eingehend untersucht. LHC-II*b* kommt in der Membran als Trimer vor. Das Monomer (Tab. 2.2) besteht aus einem Polypeptid, das u. a. vier Xanthophyllmoleküle (Tab.2.2) enthält. Das Polypeptid enthält einen Threoninrest, der unter Vermittlung einer Proteinkinase durch ATP phosphoryliert werden kann. Wie in Abschnitt 3.10 besprochen wird, wird die Aktivität des LHC-II durch Phosphorylierung reguliert.

Tabelle 2.2: Zusammensetzung des Lichtsammelkomplexes LHC-II*b*-Monomer

Peptid:	232 Aminosäuren
Lipide:	1 Phosphatidylglycerin, 1 Digalactosyldiacylglycerin
Chromophore:	8 Chl- <i>a</i> , 6 Chl- <i>b</i> , 2 Lutein, 1 Violaxanthin, 1 Neoxanthin

Es ist gelungen, an dünnen kristallinen Schichten von LHC-II*b*-Trimeren mithilfe der Elektronen-Cryo-Mikroskopie bei einer Temperatur von 4 K die räumliche Struktur des LHC-II*b* aufzuklären (Abb. 2.11). Das Peptid bildet drei transmembrane Helices. Quer durch die Membran ziehen sich überkreuz die Isoprenoidketten der beiden Luteinmoleküle. Die anderen beiden Xanthophyllmoleküle sind in dem isolierten LHC-Komplex nicht sichtbar. Die Chl-*b*-Moleküle, deren Absorptionsmaximum im roten Spektralbereich bei einer kürzeren Wellenlänge liegt als das von Chl-*a*, sind am Rande des Kom-



Abb. 2.11 Räumliche Anordnung des LHC-IIb-Monomers in der Thylakoidmembran. Das Protein durchspannt die Membran mit drei Helices. Die Chlorophyllmoleküle (Chl-*b* rot, Chl-*a* schwarz) sind fast senkrecht zur Membranfläche ausgerichtet. Die beiden Luteinmoleküle im Zentrum (schwarz) durchqueren überkreuz die Membran. (Mit freundlicher Genehmigung von W. Kühlbrandt, Frankfurt.)

plexes angeordnet. Von den Chl-*a*-Molekülen hingegen befindet sich nur eines am Rand und die anderen im Zentrum. Abbildung 2.12 zeigt in einer Aufsicht die Anordnung der Monomere zu einem Trimer. Das randständige Chl-*a* vermittelt die Energieübertragung auf benachbarte Trimere oder Reaktionszentren. Diese Trimere sind in der Membran als Oligomere angeordnet, und bilden so die Antenne zur Leitung der eingefangenen Excitonen. In LHC-IIa und LHC-IIc ist das Chl-*a*/Chl-*b*-Verhältnis viel höher als in LHC-IIb. Man nimmt an, dass LHC-IIa und -c zwischen LHC-IIb und dem Reaktionszentrum angeordnet sind.

Abbildung 2.13 zeigt in einem Schema den Aufbau der PSII-Antenne. Die äußeren Komplexe, die aus LHC-IIb bestehen, sind in der Peripherie der Antenne angeordnet. Die durch Chl-*b* in LHC-IIb eingefangenen Excitonen werden auf Chl-*a* im Zentrum der LHC-IIb-Monomeren, und dann weiter über Chl-*a*-Kontakte zwischen den Trimeren in die nahen Antennenkomplexe geleitet. Die nahen Komplexe sind über kleinere chlorophylltragende Untereinheiten mit den Core-Komplexen verbunden, welche die Antennenproteine CP 43 und CP 47 enthalten (Abb. 3.22), von denen jedes etwa 15 Chlorophyll-*a*-Moleküle trägt. Da das Absorptionsmaximum von Chl-*b* bei einer niedrigeren Wellenlänge liegt als das von Chl-*a*, ist der Transfer von Excitonen von Chl-*b* nach



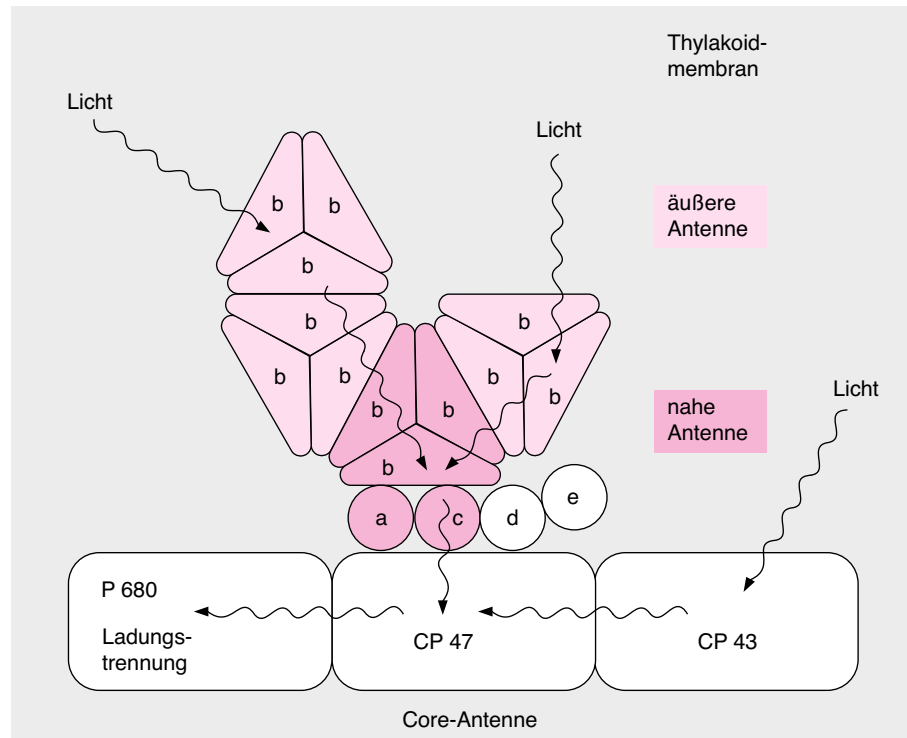
Chl-*a* mit einem Verlust an Energie in Form von Wärme verbunden. Dies begünstigt den Excitonfluss von der Peripherie in das Reaktionszentrum. Durch Phosphorylierung (Abschn. 3.10) kann die Verbindung zwischen den äußeren Lichtsammelkomplexen (LHC-II*b*) und dem PSII gelöst werden. Wie in Abschnitt 3.10 behandelt wird, kann so die effektive Größe der Antenne den Lichtverhältnissen angepasst werden.

Photosystem I enthält weniger Lichtsammelkomplexe als Photosystem II (Abschn. 3.8), da dort die Core-Antenne größer ist als in PS II. Die LHC von PSI sind denen von PSII sehr ähnlich.

Es gibt zwei Mechanismen der Excitonenleitung. Je nach den Eigenschaften und der Anordnung der betreffenden Chromophoren kann es entweder dazu kommen, dass sich der Energiegehalt eines angeregten Zustandes über eine ganze Gruppe von Molekülen verteilt (man spricht dann von delokalisierten Excitonen), oder das Exciton ist zwar einem Molekül zugeordnet, kann aber von einem Molekül zu einem etwas entfernten springen. Man bezeichnet letzteren Vorgang auch als **Förster-Mechanismus**. Möglicherweise erfolgt die Excitonenleitung zwischen den eng benachbarten Chlorophyllmolekülen innerhalb der Lichtsammelkomplexe über delokalisierte Elektronen und zwischen den einzelnen Lichtsammelkomplexen über den genannten

Abb. 2.12 Aufsicht auf ein LHC-II-Trimer in der Thylakoidmembran von der Stromaseite aus. In jedem Monomer bilden die beiden zentralen Helices zusammen eine linksgängige Superhelix, die von den Chlorophyll-Molekülen umgeben ist. Die Chl-*b*-Moleküle (rot) befinden sich am Rand der Monomere. (Mit freundlicher Genehmigung von W. Kühlbrandt, Frankfurt.)

Abb. 2.13 Schematische Darstellung der Anordnung der Lichtsammelkomplexe in der Antenne des Photosystems II in Pflanzen, dargestellt als Aufsicht auf die Membran sinngemäß in Anlehnung an Thornber. a bedeutet LHC-IIa usw. Die nahen Antennenkomplexe sind über die LHC-IIa- und LHC-IIc-Monomere an den Core-Komplex angeheftet. Die Funktion der LHC-II d - und LHC-II e -Monomere ist noch nicht eindeutig geklärt.



Förster-Mechanismus. Absorptionsmessungen mit ultraschneller Lasertechnik haben gezeigt, dass der Excitonentransfer zwischen zwei Chlorophyllmolekülen im Zeitraum von etwa 0,1 ps (10^{-13} s) erfolgt. Die Geschwindigkeit des Excitonentransfers in der Antenne ist damit viel schneller als die durch die Excitonen (Abschn. 3.4) bewirkte Ladungstrennung im Reaktionszentrum ($\approx 3,5$ ps). Die Reaktionszentren wirken als Energiefalle für die in der Antenne befindlichen Excitonen.

Durch Phycobilisomen können Cyanobakterien und Rotalgen auch noch bei geringer Lichtintensität Photosynthese betreiben

Cyanobakterien und Rotalgen besitzen Antennenstrukturen, die das Einsammeln sehr geringer Lichtintensitäten ermöglichen. Diese Antennen sind in Form von Partikeln in der Nähe der Reaktionszentren des Photosystems II auf der Membran angeordnet (Abb. 2.14). Diese Partikel, die so genannten **Phycobilisomen**, bestehen aus Proteinen (**Phycobiliproteine**), die kovalent an die Phycobiline gebunden sind. **Phycobiline** sind offenkettige Tetrapyrrole und dadurch strukturell mit den Chlorophyllen verwandt. Der Name -biline leitet sich davon ab, dass diese offenkettigen Tetrapyrrole zu den Gallenfarbstoffen gezählt werden (Gallenflüssigkeit, engl. *bile*). Die Verknüpfung der Phycobiline mit den Proteinen erfolgt über eine Thioetherbindung zwischen einer SH-

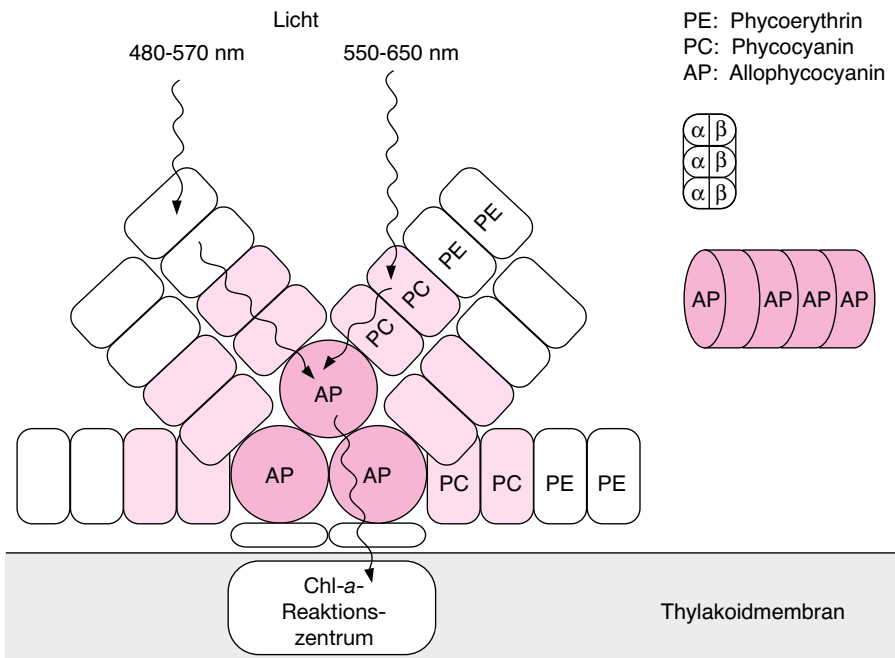


Abb. 2.14 Schema der Seitenansicht des Aufbaus von Phycobilisomen. Die gezeigten Bausteine bestehen jeweils aus drei α - und drei β -Untereinheiten. Schema sinngemäß in Anlehnung an Bryanth.

Gruppe des Proteins und der Vinylseitenkette der Phycobiline. Das Protein **Phycoerythrin** ist mit dem Chromophor **Phycoerythrobilin** verknüpft, die Proteine **Phycocyanin** und **Allophycocyanin** mit dem Chromophor **Phycocyanobilin** (Abb. 2.15).

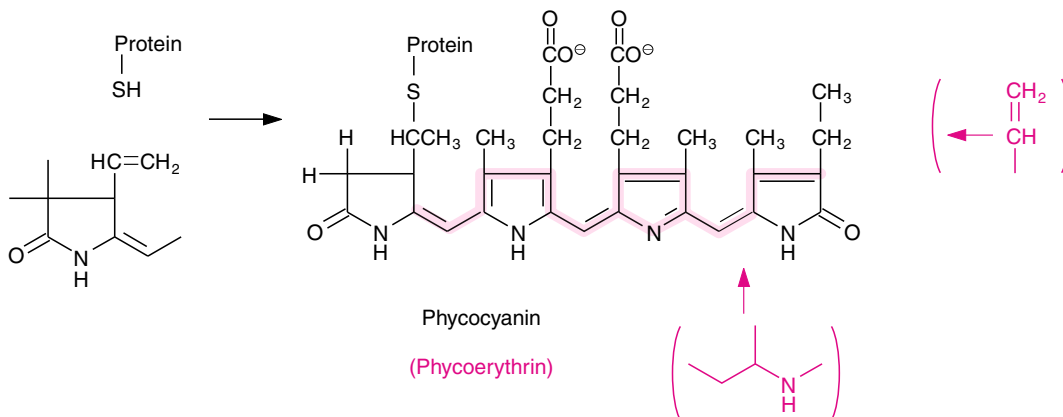


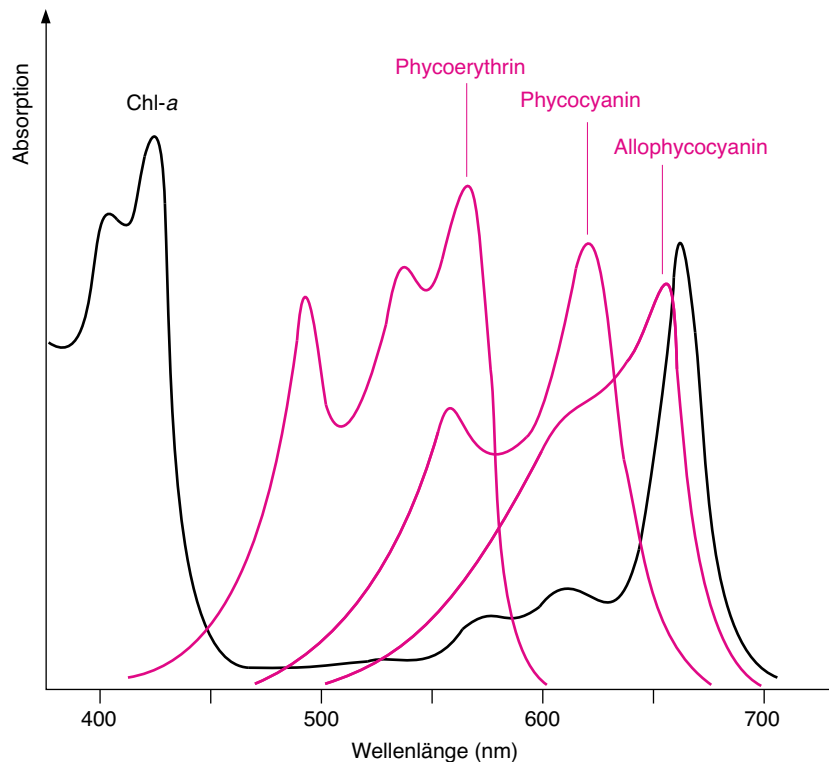
Abb. 2.15 Strukturformeln der in den Phycobilisomen vorkommenden Biliproteine Phycocyanin (schwarz) und Phycoerythrin (Austausch durch rote Strukturelemente). Die entsprechenden Chromophore Phycocyanobilin und Phycoerythrobilin sind über Thioetherbrücken (die durch die Addition der SH-Gruppe eines Cysteinrestes des Proteins an eine Vinylgruppe des Chromophors gebildet wurden) kovalent an das Protein gebunden. Die konjugierten Doppelbindungen (rot markiert) sind für die Pigmenteigenschaften verantwortlich.

Bei den Phycobiliproteinen besteht die Grundstruktur aus einem Heterodimer, $\alpha\beta$. Jede dieser Untereinheiten besitzt ein bis vier Phycobiline als Chromophor. Drei dieser Heterodimere aggregieren zu einem Trimer $(\alpha\beta)_3$ und bilden so die eigentlichen Bausteine der Phycobilisomen. So genannte Linker-Polypeptide wirken als „Mörtel“ zwischen den Bausteinen.

Betrachten wir die Struktur eines Phycobilisoms in Abbildung 2.14: Die Anheftung des Phycobilisoms an die Membran erfolgt durch Verankerungsproteine. Drei Aggregate aus jeweils vier bis fünf $(\alpha\beta)_3$ -Einheiten bilden einen Core-Komplex. Dieser enthält das Pigment Allophycocyanin (AP). Daran sind zylindrische, stäbchenartige Strukturen aus jeweils vier bis sechs Bausteinen angeheftet. Die inneren Bausteine enthalten vorwiegend Phycocyanin (PC) und die äußeren Phycoerythrin (PE). Die Bedeutung dieser strukturellen Organisation wird durch die in Abbildung 2.16 gezeigten Absorptionsspektren der verschiedenen Biliproteine illustriert. Durch Phycoerythrin wird in der Peripherie der Stäbchen das kurzwelligere und durch Phycocyanin im inneren Bereich der Stäbchen das langwelligere Licht absorbiert und über den Core-Komplex in das Reaktionszentrum geleitet. Eine räumliche Verteilung zwischen den Pigmenten an der Peripherie, die im kurzwelligen Bereich des Spektrums absorbieren, und den im langwelligen Bereich absorbierenden Pigmenten im Zentrum hatten wir ja auch schon bei den PSII-Antennen höherer Pflanzen im vorigen Abschnitt kennengelernt.

Die Besonderheit der Phycobilisomen liegt darin, dass durch die Phycobiliproteine besonders gut grünes Licht absorbiert werden kann (Abb. 2.16).

Abb. 2.16 Absorptionsspektren der Phycobiliproteine Phycoerythrin, Phycocyanin und Allophycocyanin und, als Vergleich, auch von Chlorophyll-*a*.



Die Phycobilisomen ermöglichen es dadurch den Rot- und Blaualgen, auch noch tiefere Wasserschichten zu besiedeln, in die nur noch grünes Licht gelangt, das aufgrund der Grünlücke der in den oberen Schichten lebenden Grünalgen nicht absorbiert wurde. Um bei den sehr niedrigen Lichtintensitäten in den unteren Wasserschichten noch Photosynthese betreiben zu können, investieren diese Algen einen sehr hohen Anteil ihrer Zellsubstanz in die Phycobilisomen. Biliproteine können 40 % des gesamten Zellproteins der Algen ausmachen. Diese Organismen müssen also einen außerordentlichen Aufwand für das Sammeln des Lichtes betreiben, um überhaupt noch Licht abzubekommen.

Literatur

- Adir, N. Elucidation of the molecular structures of components of the phycobilisome: Restructuring a giant. *Photosynthesis Research* 85, 15-32 (2005)
- Aro, E.-M., Grieco, M., Tikkanen, M. Novel insights into plant light-harvesting complex II phosphorylation and 'state transitions. *Trends in Plant Science* 16, 126–131 (2011)
- Buhr, F., El Bakkouri, M., Fujita, Y., Kurisu, G., Muraki, N., Nomata, J., Reinbothe, C., Reinbothe, S. Chlorophyll biosynthesis: spotlight on protochlorophyllide reduction. *Trends in Plant Science* 15, 614–624 (2010)
- Grimm, B., Masuda, T., Mochizuki, N., Moulin, M., Smith, A.G., Tanaka, A., Tanaka, R., Terry, M.J. The cell biology of tetrapyrroles: a life and death struggle. *Trends in Plant Science* 15, 488–498 (2010)
- Horton, P., Ruban, A. Molecular design of the photosystem II light harvesting antenna: Photosynthesis and photoprotection. *Journal Experimental Botany* 56, 365-373 (2005)
- Komenda, J., Nixon, P.J., Sobotka, R. Assembling and maintaining the Photosystem II complex in chloroplasts and cyanobacteria. *Current Opinion in Plant Biology* 15, 245–251 (2012)
- Liu, L.-N., Scheuring, S. Investigation of photosynthetic membrane structure using atomic force microscopy. *Trends in Plant Science* 18, 277–286 (2013)
- Minagawa, J., Takahashi, Y. Structure, function and assembly of photosystem II and its light-harvesting proteins. *Photosynthesis Research* 82, 241-263 (2004)
- Niyogi, K.K., Truong, T.B. Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology* 16, 307–314 (2013)
- Tanaka, A., Tanaka, R. Chlorophyll metabolism. *Current Opinion in Plant Biology* 9, 248–255 (2006)
- Wormit, M., Dreuw, A. Quantum chemical insights in energy dissipation and carotenoid radical cation formation in light harvesting complexes. *Physical Chemistry, Chemical Physics* 9, 2917-2931 (2007)



<http://www.springer.com/978-3-662-44397-2>

Pflanzenbiochemie

Heldt, H.W.; Piechulla, B.

2015, XXIII, 597 S. 403 Abb., 361 Abb. in Farbe.,

Hardcover

ISBN: 978-3-662-44397-2